动 物 学 研 究 1995，16（2）：132—145　　CN 53-1040/Q　ISSN 0254-5853
Zoological Research

动物与植物线粒体基因组结构的差异——两种进化途径*

张尚宏
（中山大学生命科学学院生物工程研究中心　广州　510275）

摘要　从进化的角度分析和综合多细胞动物、高等植物、原生动物、藻类和真菌的线粒体基因组的大小和各自的结构特点，并根据作者提出的重复序列与基因结构的起源和进化的模式与途径，得出线粒体通过内共生起源，也是从原始的线粒体基因组向小基因组和大基因组两种方向发展，并有着两种与核(类核)基因组的可比较的进化途径的结论。这两种进化途径能很好地说明不同类型的真核生物(特别是分别以动物和植物为代表)的线粒体基因组的结构差异和特点。本文还提出了一个关于重复序列、断裂基因(内含子)、核(类核)基因组、细胞器基因组的起源和进化的一般模式。

关键词　线粒体，基因组结构，动物，植物，进化途径

线粒体是真核生物的一个重要细胞器，它的起源是与真核细胞的起源密切联系在一起的。目前已有大量的、越来越多的事实支持线粒体的内共生起源学说(Margulis, 1981；李靖炎，1989)，从而线粒体的起源和进化就是一个从自主性的古代原核生物向半自主性的细胞器官的发展、进化过程。

作为一个能自我更新的细胞器官，线粒体含有独特的基因组。在其组成上，一般有编码线粒体内大小亚基 rRNA 的基因、全部或部分线粒体 tRNA 基因、部分呼吸链特有酶的基因。线粒体的基本功能几乎在所有的真核生物细胞中都是相同的。而另一方面，线粒体基因组的大小、结构在不同的真核生物中有着很大的差别，从最小的 14.3 kb(*Ascaris suum* 猪蛔虫)(Wolstenholme 等，1987)到最大的 2400 kb(*Cucumis melo* 甜瓜)(Ward 等，1981)；在结构组成，特别是在非编码 DNA 的组成上同样有着很大的种类间差异。因此，虽然对于线粒体的起源已有了公认，但是对其进化方式、途径及其基因组结构上差异的原因等问题却远没有得到满意的答案。

在这种情况下，本文分析了不同类型的真核生物线粒体基因组的结构特点，综合这些特点并根据作者提出的核(类核)基因组的进化模式与途径(Zhang Shanghong, 1990；张尚宏，1993b)，试图把核外线粒体基因组的进化与核(类核)基因组的进化统一起来。

---

* 国家自然科学基金资助项目
本文 1994 年 2 月 2 日收到，同年 9 月 29 日修回

1　后生动物线粒体基因组的结构

多细胞动物的线粒体基因组有着相当一致的结构特点：十分细小和致密，大小一般在 16 kb 左右，基因的排列紧密，没有或很少基因间隔序列，所有基因都不含内含子。除了 1—2 kb 的非编码调控区外，整个基因组都是编码的。在基因排列顺序上也较少变化(Gray，1989)。有关动物线粒体基因组的大小、形状等情况见表 1(资料来源见 Brown，1983；Sederoff，1984；Gray，1989)。

表 1　后生动物线粒体基因组的大小及形状

Tab. 1　Sizes and conformation of metazoan mitochondrial genomes

物种	大小(kb)	形状
脊椎动物		
Homo sapiens (human)	16.569	环状
Pan troglodytes (chimpanzee)	16.4	环形
Cercopithecus aethiops (green monkey)	16.4	环状
Mus musculus (mouse)	16.295	环状
Rattus rattus (rat)	16.4	环状
Bos taurus (bovine)	16.338	环状
Oryotolagus cuniculus (rabbit)	17.3	环状
Gallus domesticus (chicken)	16.2	环状
Cnemidophorus (lizard,11 species)	17.5	环状
Xenopus (frog,2 species)	17.7	环状
棘皮动物		
Strongylocentrotus (sea urchin,3 spp.)	15.7	—
软体动物		
Plactopecten magellanicus (scallop)	32.1—39.3[1]	环状
昆虫		
Drosophila neohydei (fruitfly)	15.7	环状
D. melanogaster	18.7—19.5[2]	环状
线虫		
Ascaris suum (roundworm)	14.3	环状

1) 个体之间有较大差异。2) 与种群有关。

从表 1 中看出，绝大部分动物线粒体基因组的大小都在 15.7—19.5 kb 的范围内，是最小的动物核基因组的 1／25000(Brown，1983)，*E. coli* 基因组的的 1／250。由于其细小及致密性，以至被认为是“遗传节俭的极端例子”(Attardi，1985)。另一方面，线粒体基因组的大小与动物类群并不具一定的关系，在 *Drosophila* 中，基因组的大小几乎包括了所有动物的变化范围。近年来发现的一些动物线粒体基因组的例子，在一定程度上影响了后生动物线粒体基因组大小的均一性。如猪蛔虫(*A. Suum*)只有 14.3 kb 的基因组，而海扇(*P. magellanicus*)却有高于 30 kb 的基因组(Snyder 等，1987)，是一般动物的两倍，而且还有较大的个体间差异(高达 7 kb)。*Ascaris* 中的小基因组是由于缺失了 *atp8*(ATP 合成酶亚基)基因，而 *Plactopecten* 中的特异基因组的个体间差异是由于某些片断的重复数目不等所致，其大小则可能是由于整个原来的基因组倍增所致(未能证实，Snyder 等，

1987)，因此也有可能是由于含有较多的非编码序列)。即使有这样的一些特例，但与其他种类比较，后生动物线粒体基因组的大小和结构总的来说都是十分保守的。

2 高等植物线粒体基因组的结构

与后生动物相反，高等植物(已有的研究主要限于被子植物)线粒体基因组在结构和组成上是真核生物中最复杂、最不均一的，并以其特大作为显著特征。已知最小的被子植物线粒体基因组也有 208 kb(*Brassica hirta* 白芥)(Palmer 等，1987)，比动物的线粒体基因组大 10 倍以上。而在被子植物中，也有高达 10 倍的大小差异，最大的可达 2400 kb (*C. melo* 甜瓜)。即使在同一个科(Cucurbitaceae 葫芦科)中，差异范围也可达 7 倍之多(Ward 等，1981)。苔藓植物地钱(*Marchantia polymorpha*)的线粒体基因组也有 186.6 kb(Oda 等，1992)(见表 2)。

表 2 高等植物线粒体基因组的大小及形状①

Tab. 2 Sizes and conformations of higher plant mitochondrial genomes

物种	大小(kb)	形状
苔藓植物		
Marchantia polymorpha (liverwort)	186.608	环状
被子植物		
Brassica hirta (white mustard)	208	环状
B. campestris (turnip)	218	三环
Pisum sativum (pea)	370	—
Citrullus vulgaris (watermelon)	340	—
Cucurbita pepo (zucchini)	870	—
Cucumis sativus (cucumber)	1500	—
C. melo (muskmelon)	2400	—
Zea mays (maize.fertile)	570	多环
Z. mays (maize.cms-S)	570	多线状

① 资料来源见 Sederoff, 1984; Palmer, 1985; Gray, 1989; Oda 等, 1992。

在结构组成上，变化也是很大。基因在线粒体基因组中都是以散布的形式存在。在基因排列顺序上，除了物种特异性仍然存在外，不同物种中(即使是亲缘关系较近的)的排列顺序有很大差别，甚至很少看到共同的情况(rRNA 基因的排列顺序还是较保守的)(Gray，1989)。这说明基因组内的重组现象在进化过程中是频繁发生的。虽然一些在其他类型真核生物线粒体基因组中不存在的基因可以在植物中找到，但这远远不能说明其线粒体基因组如此之大。因此，植物线粒体基因组似乎含在大量的非编码序列(Gray，1989)，这些非编码序列包括基因间隔、非编码的重复序列和内含子。

在重复序列方面，一些长度达数 kb 并在部分区域编码的正向重复序列对线粒体基因组的重组起着很重要的作用。正是这些正向重复序列使得基因组能以一个主环与数个通过基因组内重组而形成的亚环组成的多环结构形式、甚至多线状的形式存在(表 2)。另外，从已有的序列资料看来，高等植物线粒体 DNA 是含有大量较短的、散布的重复序列(Gray，1989)。在已测序的地钱线粒体基因组中，就有相当数量的、小于 800 bp 的非编码重复序列(Oda 等，1992)。

还有一个与后生动物线粒体基因组结构不同的特点是一些基因具有内含子。如玉米中完全测序的细胞色素亚基Ⅱ基因就含有一个位于基因中部的 794 bp 的内含子(Fox 等，1981)。而完全测序的地钱基因组则共有 32 个内含子(Oda 等，1992)。因此，后生动物与高等植物的线粒体基因组结构是真核生物中的两个极端的代表。

3 原生动物、藻类和真菌线粒体基因组的结构

这几类较为低等的真核生物的线粒体基因组一方面可以说是或偏向于动物类型，或偏向于植物类型(如大小，见表 3)，另一方面又有其十分独特之处。原生动物中研究得较多，最特别的是 Kinetoplastida(动体目)的动基体(即这类生物唯一的线粒体)DNA。动基体 DNA 是由 5×10^3—5×10^4 个小环与 20—100 个大环组成的网状结构(Benne 等，1983；Simpson，1987)。小环只有 1—3 kb，大环为 20—40 kb，只有大环才具线粒体的

表 3　原生动物、藻类和真菌线粒体基因组的大小及形状①

Tab. 3　Sizes and conformations of mitochondrial genomes in protozoa,algae and fungi

物种	大小(kb)	形状
原生动物		
Acanthamoeba castellanii	40	环状
Plasmodium lophurae	18.5	环状
Parameciuum aurelia	40	线状
Tetrahymena pyriformis	55	线状
Crithidia luciliae	35	大环
Trypanosoma brucei	20—22	大环
T. cruzi	40	大环
Leishmania tarentolae	30.5	大环
藻类		
Chlamydomonas reinhardtii	15.8	线状
Chlorella pyrenoidosa	80	—
Euglena gracilis	60	—
Cyanophora paradoxa	200	—
Olisthodiscus luteus	40	环状
真菌		
Aspergillus nidulans	32—33	环状
Brettanomyces custersis	108	环状
Cochliobolus heterostrophus	115	环状
Hansenula mrakii	55	线状
H. wingei	25.5	环状
Neurospora crassa	62	环状
Podospora anserina	95	环状
Saccharomyces cerevisiae KL14-4A	77.8	环状
S. cerevisiae NCYC 74	68	环状
S. exiguus	23.7	环状
Schizosaccharomyces pombe EF 1	17.6	环状
S. pombe 50	19.43	环状
S. pombe EF 2	23	环状
Torulopsis glabrata CBS 138	18.9	环状

①资料来源见 Sederoff，1984；Palmer，1985；Wolf 等，1988；Gray，1989。

特有基因并在同一物种内具有相同的结构。因此一般把大环看作是这类原生动物的线粒体基因组。这样的一种基因组中只有一段 15—17 kb 的较为保守的转录区，已确定的所有基因都位于这一区域内(Gray，1989)。有关的研究并没有发现内含子的存在(Benne 等，1983；Simpson，1987)，不过基因的排列并不象后生动物线粒体中的那样紧密。余下的一段是基本上不转录而且变化较大的区域，这一区域主要由一些长短不一(如 3—239 bp)的重复序列组成(Muhich 等，1985)。

另一类原生动物纤毛虫的线粒体基因组为线状，大小在 40—55 kb 之间(表 3)。*Tetrahymena*(四膜虫属)的基因组较大的原因之一是大亚基 rRNA 基因有两个拷贝，构成一较大的反向重复(Goldbach 等，1978)，而且大、小亚基 rRNA 的基因本身又是断裂的(再由两个部分组成)(Schnare 等，1986；Heinonen 等，1987)。另外，在基因组的两端具有类似端粒的串联重复序列(30—50 bp)(Morin 等，1988)。不过，基因组中含有的 tRNA 基因较少，不足以提供线粒体内合成蛋白质所需的全部 tRNA(Suyama，1986)。另一方面，对这类基因组其他区域的研究还不多。

在藻类中，对线粒体基因组的研究较少。比较突出的是 *Chlamydomonas reinhardtii*(莱因衣藻)的 15.8 kb 的线状基因组(表 3)，它是已知的单细胞真核生物(原生生物)中最小的，在结构上更象动物的而不象植物的线粒体基因组(Gray 等，1988)。有一些藻类，如 *Cyanophora paradoxa*(无色鞭毛藻)，却具有很大的基因组(表 3)。

真菌线粒体基因组的变化也较大，大小从 *Schizosaccharomyces pombe* EF1(粟酒裂殖酵母)的 17.6 kb 到 *Cochliobolus heterostrophus*(异旋孢腔菌)的 115 kb(Wolf 等，1988)，而且在关系较近的类群中，甚至在同一属中，都可有相当大的变化范围(表 3)。影响基因组大小的因素有以下一些：基因间隔的长度、基因编码部分的长度多态性、内含子的存在与否、重复序列的存在及其数量、基因组片断的倍增、一些新的可读框(ORF)的存在等。不同种类的真菌的基因排列顺序可有很大的变化，并在不同的属中就有所不同(Wolf 等，1988)。较小的真菌基因组(如 *S. pombe* 和 *T. glabrata*)的基因排列也是较紧密的。但与动物不同的是：虽然随着基因组变小，内含子的数量减少，但即使在最小的基因组中，也有个别基因具内含子(Lang 等，1983；Wolf 等，1988)。内含子在真菌线粒体基因组中是普遍存在的，但其含量变化很大，以至连物种特异性都没有，即一个株系中某个基因的内含子在同种的另一个株系中就不存在了(Sederoff，1984)。内含子的这一变化动态在真菌中最为显著。重复序列在真菌的线粒体基因组中也是存在的。在基因间隔较大的种类中，可以在其间隔区域找到一些较短的重复序列，并在整个基因组中都有分布(Clark-Walker 等，1974)。

原生动物、藻类和真菌这三类真核生物的线粒体基因组结构的差异是很大的，而且在同一类中也十分不均一。不过总的说来，具较小基因组的还是较接近后生动物的，而具有较大基因组的则是偏向于植物的。

4 两种进化途径

以上的分析显示出线粒体基因组的结构在不同类型的真核生物中差异甚大，在同类型的生物中也有相当大的变化。从线粒体内共生起源及基因组进化的观点看，现代线粒体应该有其原始的祖先并沿着一定的途径进化。而进化途径一般会在现代基因组中留下一些

遗迹，找到这些遗迹对研究基因组的进化及重建其进化途径是有极大帮助的。而且，既然线粒体的起源和进化是一个从自主性的古代原核生物向半自主性的细胞器官的发展过程，那么，线粒体基因组的进化与核(类核)基因组的进化是否有一定的相关性，并可以统一在总的进化模式中呢?

对于核(类核)基因组的进化，本文作者提出过一个最原始的“基因”和“基因组”是由重复序列组成(Zhang Shanghong，1990;张尚宏，1993a;1993b;1994)，并在这样的一个基础上发展成具有原始的外显子，内含子及重复序列的原始基因组，再向着小基因组与大基因组两个方向发展的进化模式(Zhang Shanghong,1990;张尚宏，1993b)(图 1)。如果向小基因组进化，则由于繁殖效率、空间结构等约束，不再留有重复序列、内含子存在的余地(它们在进化过程中丢失)；如果向大基因组进化，则重复序列、内含子作为残遗结构，都能继续存在，并起着结构上与进化上的功能。在现代生物中，原核生物的类核是小基因组进化方向的代表，而真核生物的核则是大基因组进化方向的代表。支持这一进化模式的事实正逐渐增多(张尚宏，1993b)，比较重要的是我们的确可以在一些原核生物(原细菌)的基因组中找到重复序列(Doolittle 等，1983)或内含子(Kjems 等，1985)。这样的一个进化模式比重复序列的后起源观点、内含子的后起源观点能更好地解释重复序列存在的广泛性及它们的潜在功能、以及断裂基因的起源和进化。

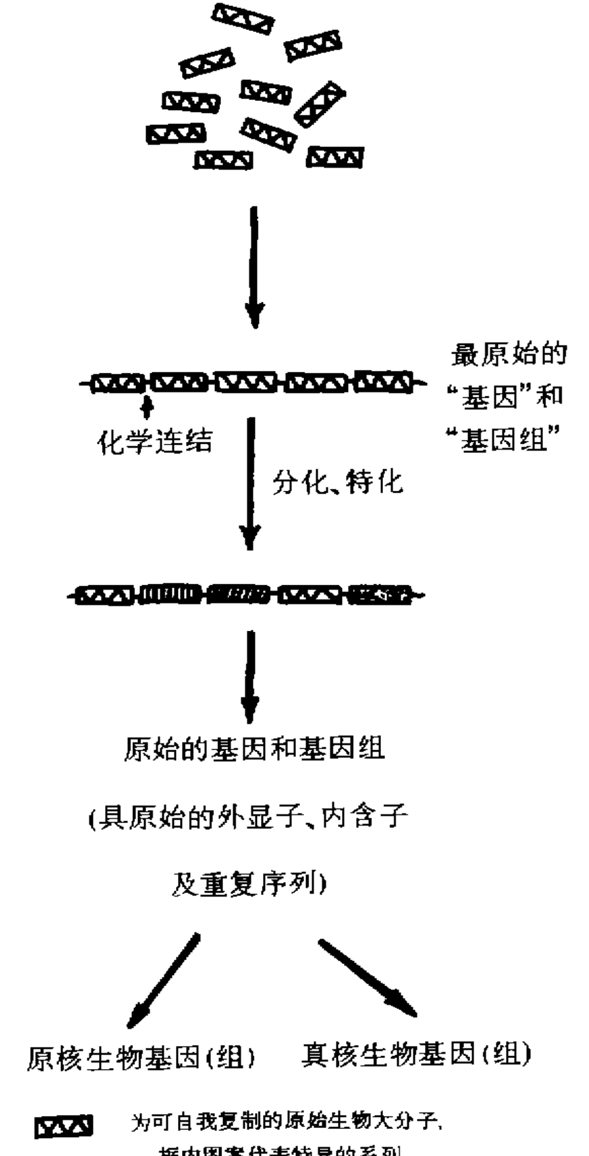


图 1　重复序列、基因结构和核(类核)基因组的起源和进化(根据张尚宏，1993b)

Fig. 1　The origin and evolution of repeated sequences, gene structure and nuclear (nucleoid) genomes

再分析一下线粒体基因组的情况，现代线粒体在真核细胞中只具有一定程度的独立性，很多线粒体本身所需的蛋白质都是由核基因组编码并在细胞质内合成后再运送到线粒体内的。因此，线粒体本身的基因组可以很小，正如后生动物的那样。不过相比之下，植

物的线粒体基因组却是很大。远超出它编码蛋白质等所需的大小。从而线粒体基因组实际上也有向小基因组进化与向大基因组进化的两种途径。

根据核(类核)基因组的进化及线粒体内共生起源的模式，线粒体的祖先应是一种已有相当大的基因组的古代原核生物。由于处在基因组进化的比较原始阶段，这样的基因组与现代真细菌的基因组不同，是应该含有原始的重复序列和内含子的。

关于线粒体的祖先，已有多方面的证据显示线粒体与现代真细菌中的紫色非硫光合细菌的 α 枝相似(李靖炎，1989；Gray，1989)，表明线粒体是源于这类真细菌的原始祖先。据化石资料显示，真核细胞在 15 亿年或更早以前就已形成，而原核与真核基因组的分化就更早了，可以追溯到 35 亿年前(Gray 等，1982)。因此，线粒体的祖先也起码在 15 亿年前就进入了内共生阶段。在这一时期，原细菌、真细菌与真核生物这三系在基因组水平上早已分化，但毕竟还是处于比较原始的阶段，在真细菌这一系的基因组中应是仍然含有一定数量的重复序列和内含子。这点虽然未被证实，即在现代真细菌基因组中，还没有发现重复序列和内含子，但含有少量这些成分的可能性是存在的。即使对于 *E. coli* 这种研究得如此之多的真细菌，其基因组中存在内含子的可能性仍然不能排除(其噬菌体 T4 的基因组中就有内含子，Cech，1986)。从而，现代紫色非硫光合细菌 α 枝的基因组中是否残留少量重复序列和内含子也有待研究。另一方面，即使它们完全不含这些成分，也不能说明作为线粒体祖先的基因组也是这样。可以比较肯定地认为，象现代动物线粒体基因组那样细小和致密的不可能与线粒体祖先的基因组相似。相反，与现代植物线粒体基因组并没有太大不同的倒有可能象线粒体祖先的基因组(Gray，1989；Oda 等，1992)。

已进入内共生状态的线粒体祖先的基因组在进化过程中，一方面把相当部分的基因转移到核中(同时也接受一些来自核、其他细胞器官的 DNA 片断)，另一方面就沿着小基因组方向与大基因组方向两种途径发展。向小基因组进化的以后生动物为代表，也包括具较小基因组的原生动物、藻类和真菌，以不再含有或只有很少重复序列和内含子等非编码成分为特点。而向大基因组进化的以高等植物为代表，也包括一些具较大基因组的低等真核生物，以含有较多甚至大量的重复序列和内含子为特点。

事实上，线粒体基因组的结构在不同生物中的差异和特点可以在很大程度上用这两种进化途径来说明。动物的线粒体基因组很小，不存在重复序列和内含子；而植物的线粒体基因组很大，重复序列和内含子均存在，并占基因组相当重要的比例，基因组的结构也变化较大。原生动物、藻类和真菌中，较小基因组的结构模式偏向于动物型，重复序列或内含子的存在可以看作是一种“遗迹”，是对认为线粒体祖先的基因组中含有重复序列、内含子的支持；较大基因组的结构模式则偏向于植物型，并且处于一种变化动态中(如真菌中的内含子结构)。这是线粒体基因组的进化从总体上所遵循的两种途径。当然各类生物还有不少各自的特点(如基因组的重组)，而且在一些进化末枝中，也存在一些基因组近代的变化(如基因组片断的扩增、缺失等)，这可能与某些同一属、甚至同种中的基因组大小、结构变化较大有关。

线粒体基因组具有两种进化途径是有其原因的。首先是进化的可能性允许向小基因组与大基因组两种方向发展。至于为什么在动物中的是小基因组途径，而在植物中的是大基因组途径，则可能与线粒体的功能以及它们在动物和植物中分别受到不同的选择压力有关。线粒体是真核生物有氧呼吸所需的重要细胞器官，因此生物的能量代谢率的大小就会

对线粒体及其基因组产生一种效率方面的压力。动物的能量代谢率(以 O_2 消耗量为指标)在绝大多数情况下(特别是运动时)都要比植物的高得多(表 4)。在每个细胞内线粒体的数量并无明显的种类特异性，且变化较大的情况下，这种能量代谢率的差异就造成了动物线粒体及其基因组受到的效率方面的选择压力远大于植物线粒体及其基因组所受到的，从而导致线粒体在动植物之间多方面的不同。在基因组结构方面，动物由于高效率的需要，在进化过程中就逐渐"丢掉"一些非必需成分(如重复序列和内含子)，向小基因组方向发展；植物由于所受效率方面的选择压力较小，基因组中的一些非必需(但有用)成分就可以继续保留并发展，即沿大基因组途径进化。作为高等植物祖先的绿藻，在一些现代种类中也有较大的线粒体基因组(如 *Chlorella pyrenoidosa*，表 3)。另外，*Cyanophora paradoxa* 这种藻类的线粒体基因组大小和高等植物的差不多。*Cyanophora paradoxa* 的系统分类位置还不甚肯定(Palmer，1985)，不过它可能与被认为是叶绿体祖先的古代蓝细菌(cyanobacteria)有特殊的关系其叶绿体与蓝细菌的形态相似，被称为蓝小体(cyanelle)(Palmer，1985)。因此，这些藻类的线粒体基因组的进化途径也同样有可能与植物的相似。

表 4　一些生物(组织)的呼吸强度①

Tab. 4　Rate of respiration of various organisms (tissues)

生物(组织)	μl O_2/(g 鲜重·h)	μl O_2/(g 干重·h)
人		
休息	200	
剧烈运动	4000	
小鼠		
休息	2500	
奔走	20000	
蝴蝶		
休息	600	
飞行	100000	
大鼠(脑)		13000
大鼠(肾)		20000
小麦(苗)	1500	
小麦(叶)	180	
大麦(根)	1100	
月桂(叶)	200	
马铃薯(植株)	112	
向日葵(植株)		1300
天南星(肉穗花序)		45000②

①资料来源见比德韦尔，1983；Gordon 等，1977。

②天南星花序具发热现象，另有资料显示为 15600—31800。

线粒体基因组这种向大、小两个方向发展的原因及方式与核(类核)基因组的也有一定的相似性。因此，从原始的基因组分别向小基因组与大基因组进化是核(类核)基因组和线粒体基因组共同的进化模式。另一方面，由于线粒体基因组处于内共生状态，是一种不完全基因组，"大"与"小"是本身比较而言，与核(类核)基因组的"大"与"小"的含义不同。而且，线粒体基因组在进化过程中面临的生存与选择压力较自主的核(类核)基因组小，从而更有可能在小基因组进化途径的种类中找到原始祖先的遗迹(如在具小基因组的原生动

物、真菌中的重复序列、内含子等)。

5 讨论与展望

通过对不同类型真核生物的线粒体基因组结构的分析，得出其进化模式与核(类核)基因组相似的结论。并可以看出，从原始的基因组向大、小基因组方向进化这一模式具有一定的普遍性，它不但对核(类核)基因组的起源和进化能予以较好的说明，而且也能解释现代各类线粒体基因组的结构差异及其起源和进化。实际上，这一模式同样也能说明植物中特有的叶绿体基因组的结构特点及其进化(张尚宏，另文发表)。因此，重复序列、断裂基因(内含子)、核(类核)基因组、细胞器基因组的起源和进化问题都可以通过一个总的进化模式予以说明(图 2)。生物基因组在进化过程中，处于一种动态、更新、发展的变化状况，小基因组型的往往都把原始的成分"丢失"了；相反，大基因组型由于在空间上

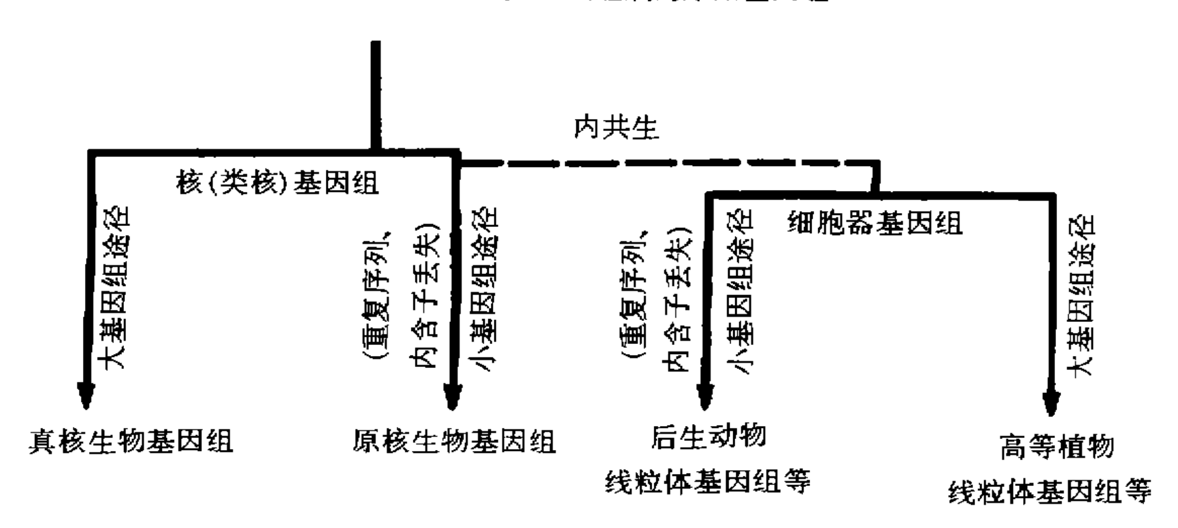


图 2 重复序列、基因结构(断裂基因)、核(类核)基因组和细胞器基因组的起源和进化

Fig. 2 The origin and evolution of repeated sequences, gene structure (split gene), nuclear (nucleoid) genomes and organelle genomes

所受的限制或选择压力较小，原始的成分往往能在一定程度上保留下来。因此，一般说来，对于同一种基因组[即同是细胞器基因组或核(类核)基因组]，若是越大，就越有可能保存更多原始(或祖先)基因组的遗迹。认识到这一点，对于研究基因组的起源和进化是很有意义的。

关于线粒体和叶绿体基因组内存在内含子和重复序列的问题，曾是内共生起源学说面临的一个难题(Rochaix 等，1978；李靖炎，1989)。对此，一方面可以从线粒体和叶绿体与核之间存在着遗传信息的转移来解释(李靖炎，1989)；另一方面，本文提出的模式也能很好地说明线粒体和叶绿体基因组存在内含子和重复序列的问题，它们的存在不但与内共生起源不矛盾，而且还是一个支持。随着分子遗传学、细胞生物学、进化生物学等学科，特别是进化细胞生物学和进化分子生物学(李靖炎等，1993)研究的深入，这一模式必将进一步完善和发展。

目前对线粒体基因组的研究在脊椎动物和真菌两类生物中进行得最多，而对原生动物、藻类等低等真核生物，以及对植物的线粒体基因组的研究是不够的。对这些生物的线粒体基因组，特别是对各类生物中特大或特小的基因组进行详细的分析，必将能提供更多有价值的关于基因组起源和进化的信息，因此都是很有意义的研究。

致谢 本文承蒙李靖炎教授提出宝贵意见，特此致谢。

参 考 文 献

李靖炎，1989. 真核细胞起源研究的进展 细胞生物学进展，第一卷 北京：高等教育出版社 185—209.

李靖炎，吴传芬，1993 进化细胞生物学与进化分子生物学——细胞生物学与分子生物学的必然发展方向. 大自然探索，12(4)：16—21

张尚宏，1993a 原始生物大分子动态的数学模型及其进化意义. 遗传学报，20(2)：185—191.

张尚宏，1993b 生物大分子与生命的起源和进化及其哲学思考. 遗传学基础理论问题讨论文集. 北京：北京师范大学出版社，1—25.

张尚宏，1994. 逻辑斯缔方程在研究原始生物大分子动态及生命起源问题中的应用. 生态学报，14(1)：90—94.

比德韦尔 R G S（刘富林译），1983 植物生理学. 北京：高等教育出版社，112.

Attardi G, 1985. Animal mitochondrial DNA: an extreme example of genetic economy *Int Rev. Cytol.*, **93**: 93-145.

Benne R *et al*, 1983. Gene expression and organization in trypanosome mitochondria. In: Schweyen R J, Wolf K and Kaudewitz F (eds.) Mitochondria. 1983. Berlin: Walter de Gruyter, 285-302.

Brown W M, 1983 Evolution of animal mitochondrial DNA. In: Nei M, Koehn R K (eds.), Evolution of genes and proteins Sunderland, Mass: Sinauer Associates, Inc., 62-88.

Cech T R, 1986 The generality of self-splicing RNA: relationship to nuclear mRNA splicing *Cell*, **44**: 207-210.

Clark-Walker G D, Miklos G L G, 1974. Mitochondrial genetics, circular DNA and the mechanism of the *Petite* mutation in yeast. *Genet. Res Camb.*, **24**: 43-57

Doolittle W F *et al*, 1983. Transposable elements in archaebacteria. In: Setlow J K, Hollaender A (eds),

Genetic engineering: Principles and methods. New York: Plenum Press, 5: 33-43.

Fox T D, Leaver C J, 1981. The *Zea mays* mitochondrial gene coding cytochrome oxidase subunit II has an intervening sequence and does not contain TGA codons. *Cell*, **26**: 315-323

Goldbach R W *et al*, 1978. The structure of *Tetrahymena pyriformis* mitochondrial DNA: I. Strain differences and occurrence of inverted repetitions. *Biochim Biophys. Acta*, **477**: 37-50.

Gordon M S *et al*, 1977(3rd ed.). Animal physiology: principles and adaptations. New York: Macmillan Publishing Co., Inc., 156.

Gray M W, 1989. Origin and evolution of mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Cell Biol.*, **5**: 25-50.

Gray M W, Doolittle W F, 1982. Has the endosymbiont hypothesis been prowen? *Microbiol. Rev.*, **46**: 1-42.

Gray M W, Boer P H, 1988. Organization and expression of algal (*Chlamydomonas reinhardtii*) mitochondrial DNA. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser B*, **319**: 135-147.

Heinonen T Y K *et al*, 1987. Rearranged coding segments, separated by a transfer RNA gene, specify the two parts of a discontinuous large subunit ribosomal RNA in *Tetrahymena pyriformis* mitochondria. *J. Biol. Chem.*, **262**: 2879-2887.

Kjems J, Garrett R A, 1985. An intron in the 23S ribosomal RNA gene of the archaebacterium *Desulfurococcos mobilis*. *Nature*, **318**: 675-677.

Lang B F *et al*. 1983. Sequence of the mitochondrial DNA, arrangement of genes and processing of their transcripts in *Schizosaccharomyces pombe* In: Schweyen R J, Wolf K and Kaudewitz F(eds.), Mitochondria 1983 Berlin: Walter de Gruyter, 313-329

Margulis L, 1981 Symbiosis in cell evolution. San Francisco: W H. Freeman.

Morin G B, Cech T R, 1988. Mitochondrial telomeres: surprising diversity of repeated telomeric DNA sequences among six species of *Tetrahymena*. *Cell*, **52**: 367-374.

Muhich M L *et al*, 1985. The divergent region of the *Leishmania tarentolae* kinetoplast maxicircle DNA contains a diverse set of repetitive sequence. *Nucleic Acids Res.*, **13**: 3241-3260.

Oda K *et al*, 1992. Gene organization deduced from the complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* mitochondrial DNA. *J. Mol. Biol.*, **223**: 1-7.

Palmer J D, 1985. Evolution of chloroplast and mitochondrial DNA in plants and algae. In: MacIntyre R J (ed.). Molecular evolutionary genetics. New York: Plenum Press, 131-240.

Palmer J D, Herbon L A, 1987. Unicircular structure of the *Brassica hirta* mitochondrial genome. *Curr. Genet.*, **11**: 565-570.

Rochaix J D, Malnoe P, 1978. Anatomy of the chloroplast ribosomal DNA of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Cell*, **15**: 661-670.

Schnare M N *et al*, 1986. A discontinuous small subunit ribosomal RNA in *Tetrahymena pyriformis* mitochondria. *J. Biol. Chem.*, **261**: 5187-5193.

Sederoff R R, 1984. Structural variation in mitochondrial DNA. *Adv. Genet.*, **22**: 1-108.

Simpson L, 1987. The mitochondrial genome of kinetoplastid protozoa: genomic organization, transcription, replication, and evolution. *Annu. Rev Microbiol.*, **41**: 363-382.

Snyder M *et al*, 1987. Atypical mitochondrial DNA from the deep-sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Proc Natl. Acad. Sci USA.*, **84**: 7595-7599.

Suyama Y, 1986. Two dimensional polyarcylamide gel electrophoresis analysis of *Tetrahymena* mitochondrial tRNA. *Curr. Genet* , **10**: 411-420

Ward B L *et al*, 1981. The mitochondrial genome is large and variable in a family of plants (Cucurbitaceae). *Cell*, **25**: 793-803.

Wolf K, Del Giudice L, 1988. The variable mitochondrial genome of ascomycetes: organization, mutational alterations, and expression *Adv Genet*. , **25**: 185-308.

Wolstenholme D R *et al*, 1987. Bizarre tRNAs inferred from DNA sequences of mitochondrial genomes of nematode worms. *Proc. Natl Acad Sci USA*. , **84**: 1324-1328.

Zhang Shanghong, 1990 Repeated sequence and evolution. *Speculat. Sci. Technol.* , **13**: 177-180.

THE STRUCTURAL DIFFERENCES BETWEEN ANIMAL AND PLANT MITOCHONDRIAL GENOMES ——TWO EVOLUTIONARY SCENARIOS

Zhang Shanghong

(Biotechnology Research Center, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Abstract

The function of mitochondria is very conserved in almost all eukaryotes, while the sizes and structures of mitochondrial genomes are very diverse among animals, plants, protozoa, algae and fungi. The causes for these differences and the corresponding evolutionary paths are yet to be found.

Animal mitochondrial genomes are very small and compact, with a size of about 16 kb. As "an extreme example of genetic economy", introns and non-coding repeated sequences are absent, and the arrangement of genes is relatively stable. On the other hand, higher plant mitochondrial genomes are very large, ranging from 186 kb to 2400 kb. Their genomes are complex and heterogeneous, with many repeated sequences and introns present. On the whole, animal and plant mitochondrial genomes represent the two extremes of this organelle genome in eukaryotes. As for the mitochondrial genomes of protozoa, algae and fungi, their sizes and structures are somewhere in between these two extremes. Although heterogeneous within group, repeated sequences may be found in mitochondrial genomes of protozoa and fungi, The existence of introns are common in fungal mitochondrial genomes, even in the smallest ones, several introns are present. Among these three kinds of lower eukaryotes, when the mitochondrial genome is relatively small, its structure is rather like that of animals than plants. Conversely, if the genome is relatively large, it resembles plant's rather than animal's.

With the analysis of the structural character of mitochondrial genomes in different

eukaryotes, it seems that there are also two evolutionary scenarios for mitochondrial genomes similar to those for nuclear (nucleoid) genomes proposed by the author.

As a proposed pattern for the origin and evolution of repeated sequences, gene and genome structure (Zhang, 1990), repeated sequences may have an ancient origin, dating back to the early stages of biological evolution. The most primitive "genes" and "genomes" would be composed of repeated sequences. With this basis, evolution would lead to a kind of genome consisting of early split genes and repeated sequences. Two possibilities for the further evolution of this kind of genome would lead to either small genome organisms or large genome organisms with different genomic character. If an organism evolved to have a small genome, it must first contain the genes with higher functions for its efficient survival, leaving little or no room for repeated sequences and introns (they were lost in the course of evolution). On the contrary, if an organism evolved to have a large genome, it may contain both the necessary genes and repeated sequences and introns. The repeated sequences and introns would be then "relics" of the primitive genomes, they would continue to play structural and evolutionary roles in modern genomes containing them. Modern prokaryotes would be the representatives of "small genome" evolutionary scenario, while the "large genome" scenario would be represented by modern eukaryotes.

With the proposed pattern and the theory of endosymbiotic origin of mitochondria, it can be assumed that the ancestor of mitochondria possessed already a genome of considerable size, with repeated sequences and introns present. This kind of primitive mitochondrial genome evolved either to "small genome" mitochondria, introns and repeated sequences being lost, as in the case of animals as well as other eukaryotes with small mitochondrial genomes; or to "large genome" mitochondria as those of plants and other eukaryotes with large mitochondrial genomes. These two evolutionary scenarios can explain well the structural character of mitochondrial genomes in different kinds of eukaryotes. The repeated sequences in plant, protozoan and fungal mitochondrial genomes, and the introns in plant and fungal mitochondrial genomes, can be considered as "relics" of the ancestor of mitochondria. Their existence would not be a conflict with, but rather a support to the endosymbiont theory.

In this context, a general pattern for the origin and evolution of nuclear (nucleoid) genomes and mitochondrial genomes (organelle genomes) can be summarized as follows (s, s′ as "small genome" scenario with repeated sequences and introns lost; l, l′ as "large genome" scenario):

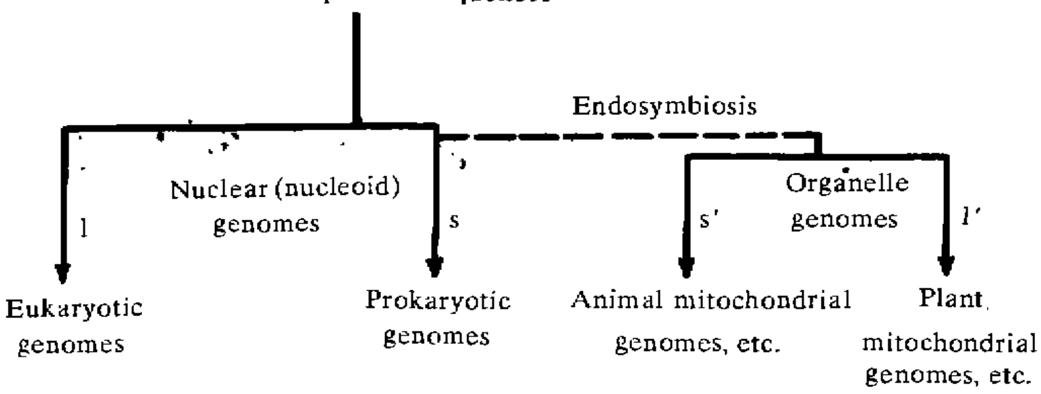
Primitive biological macromolecules with almost the same sequences capable of self -replicating (origin of life)

↓ Connected chemically

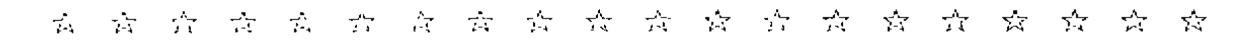
The most primitive "genes" and "genomes" consisting of repeated sequences

↓ Divergence, specialization

Primitive genes and genomes consisting of primitive exons, introns and repeated sequences



Key words: Mitochondrion, Genome structure, Animal, Plant, Evolutionary scenario



（上接第 112 页）

7. 来稿请写明详细通讯地址，邮政编码，并附工作单位推荐信。勿一稿两投（包括国内外）。不符合本刊技术要求的稿件一律退作者修改。不拟刊登的稿件、原稿恕不退还。

8. 本刊对来稿有权修改。退修稿件请在 1 月内寄还，超过 6 个月，按自动退稿处理。

9. 本刊收取审理费和版面费。稿件一经发表，酌致稿酬。论文作者赠送当期本刊 1 册，抽印本 30 份。简报作者只赠送当期本刊 1 册。

10. 本刊编辑部地址：昆明市教场东路 32 号中国科学院昆明动物研究所《动物学研究》编辑部　650223。

《动物学研究》编辑部